Die extrafloralen Nektarien von Melampyrum vom physiologisch-anatomischen Standpunkt

von

Heinrich Kirchmayr.

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität in Innsbruck.

(Mit 1 Tafel und 1 Textfigur.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Mai 1908.)

Einer Anregung meines hochverehrten Lehrers Prof. Dr. Heinricher nachkommend, untersuchte ich die an den Hochblättern von *Melampyrum arvense* gruppenweise sitzenden Drüsen, die in der Systematik vielfach als »schwarze Punkte« angegeben werden.[1] Nachdem ich unter den 77 Gattungen, deren Sekretionsorgane Reinke[2] behandelte, *Melampyrum* nicht angeführt fand, begann ich die Untersuchung und wurde erst im Laufe derselben mit Ráthay's[3] auf denselben Gegenstand bezüglichen Mitteilungen bekannt, auf die Loew,[4] Solereder[5] und Knuth[6] hinweisen.

Ráthay wurde durch die gleichzeitige Beobachtung der schwarzen Punkte auf den Hochblättern von *Melampyrum arvense* und des Ameisenbesuches auf *M. nemorosum* auf die

---

[1] Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV. Teil, 3. Abt., *b*, p. 99. »Deckblätter an der Basis schwarz punktiert.«

[2] J. Reinke, Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Jahrb. für wissensch. Botanik, 10 (1876).

[3] Emerich Ráthay, Über nektarabsondernde Trichome einiger *Melampyrum*-Arten. Diese Sitzungsber., 81. Bd., I. Abt., Jahrg. 1880.

[4] Loew, Blütenbiologische Floristik, 1894, p. 300.

[5] Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, 1899, p. 661.

[6] Knuth, Handbuch der Blütenbiologie, 1898 bis 1904, II, 2, p. 176.

Vermutung geführt, daß diese Punkte, deren Vorhandensein er auch bei letztgenannter *Melampyrum*-Art voraussetzte, Drüsen seien, die durch ein süßes Sekret die Ameisen anlocken. Bei näherer Betrachtung fand er tatsächlich einerseits bei *M. nemorosum* die Drüsenflecke, die hier wegen ihrer Farblosigkeit leichter übersehen werden können, und konstatierte anderseits auch für *M. arvense* den Besuch von Ameisen, die das aus den Drüsen hervorquellende Sekret verzehren. Die Sekrettropfen, die über den Drüsen abgeschnittener und in Wasser gestellter Sprosse eine ansehnliche Größe erlangen und sich nach wiederholtem Entfernen mit Filtrierpapier stets wieder erneuern, fand Ráthay intensiv süß schmeckend und wies auch auf chemischem Wege Zucker nach. Er konnte somit die von ihm außer an den beiden bereits genannten Arten auch an *Melampyrum barbatum* und *M. pratense* nachgewiesenen Drüsen mit voller Sicherheit als extraflorale Nektarien ansprechen und daher die Gattung *Melampyrum* der Reihe jener Pflanzen anschließen, für die Delpino[1] 1877 und Bonnier[2] 1879 das Vorkommen extrafloraler Nektarien angegeben hatten.

Ráthay hat auch den anatomischen Bau und die Entwicklungsgeschichte der Nektarien behandelt; doch halte ich eine genauere Betrachtung der Drüsen vom anatomisch-physiologischen Standpunkt nicht für überflüssig; außerdem glaube ich die Angaben Rathay's über die Entwicklungsgeschichte der Drüsen berichtigen zu können.

Die Nektardrüsen auf den Hochblättern der *Melampyrum*-Arten zeigen sich, wenn man frisches oder Alkoholmaterial mit der Lupe betrachtet, als scharf umschriebene rundliche Scheibchen, die etwas in die Blattfläche eingesenkt sind. Besonders deutlich treten die Drüsen auf den als Schauapparat dienenden roten Hochblättern von *M. arvense* hervor, weil der Zellsaft der Drüsenzellen einen Farbstoff enthält, der das ganze

[1] Just'scher Jahresbericht, 3. Jahrg., p. 907.

[2] Annales des sciences naturelles, VI. Serie, Tome VIII.

Drüsenköpfchen schwarz erscheinen läßt. Die »schwarzen Punkte« werden daher auch in allen Bestimmungsbüchern als charakteristisches Merkmal der Art angegeben. Auch sind bei *M. arvense* die Drüsen in größerer Anzahl vorhanden als bei anderen Arten; man kann oft 30 bis 50 Drüsen an einem Hochblatte zählen. Die gewöhnliche Zahl und Verteilung der Drüsen auf der Blattfläche ist in Fig. 1 (Tafel) dargestellt; doch findet man ausnahmsweise auch Exemplare, deren Hochblätter äußerst sparsam mit Nektarien besetzt sind.

Bei *M. pratense* zeigen die Drüsen manchmal eine mehr minder deutliche Rotfärbung. Ráthay bemerkte, daß häufig auch an den obersten Laubblättern Drüsen vorhanden sind, gibt jedoch an, daß sie auf den unteren, typischen Laubblättern stets fehlen. Für *M. pratense* muß ich dies entschieden in Abrede stellen, denn ich fand bei dieser Art, die ich von der Keimung bis zur vollen Entwicklung beobachtete, an allen Blättern Nektarien, ja sogar schon an den Cotyledonen. Fig. 2 zeigt ein Keimblatt mit den an der Unterseite befindlichen Drüsen. Der Bau derselben entspricht vollkommen dem der Drüsen an den Hochblättern von *M. arvense* und ich halte sie auch für funktionstüchtig, da ich kleine glänzende Sekrettröpfchen über den Drüsen der Keimblätter beobachtete. Daß die Ameisen die Drüsen dieser Keimblätter aufsuchen, konnte ich allerdings nicht beobachten, doch scheint es mir nicht unwahrscheinlich, da *M. pratense* in weiter entwickeltem Stadium häufig von Ameisen besucht wird, die mit den Fühlern die Blattspreiten abtasten und die so aufgefundenen Nektarien belecken. Es ist übrigens auch möglich, daß die an den Cotyledonen befindlichen Drüsen bloß als Hydathoden fungieren.

Eine chemische Reaktion auf Zucker habe ich mit den Keimblattdrüsen nicht vorgenommen, weshalb die Frage, ob sie eine Zuckerlösung oder bloß Wasser sezernieren, unentschieden bleibt. Das folgende Schema soll die Verteilung der Nektarien an den untersten Blattpaaren von *M. pratense* darstellen. Dabei geben Nenner und Zähler der Brüche die Zahl der Nektarien zu beiden Seiten der Mittelrippe an, während das der Zahl beigefügte Sternchen bedeutet, daß das Nektarium an der Blattoberseite stand.

	Erstes Exemplar			Zweites Exemplar	
Keimblätter	$\frac{1}{1}$	$\frac{2}{2}$	. . . . . .	$\frac{3}{1}$	$\frac{0}{0}$
Erstes Blattpaar	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	. . . . . .	$\frac{3}{3}$	$\frac{2}{1}$
Zweites »	$\frac{1}{0}$	$\frac{1}{1}$	. . . . . .	$\frac{2}{0}$	$\frac{2}{1}$
Drittes »	$\frac{0}{0}$	$\frac{2^*}{0}$	. . . . . .	$\frac{1}{0}$	$\frac{1}{0}$
Viertes »	$\frac{2^*}{2^*}$	$\frac{1}{2^*}$	. . . . . .	$\frac{2^*}{1^*}$	$\frac{1}{0}$
Fünftes »	$\frac{1^*}{1^*}$	$\frac{3^*}{1^*}$	. . . . . .	$\frac{1^*}{1^*}$	$\frac{1^*}{1^*}$

Die Nektarien stehen demnach bei den Keimblättern und den untersten Blattpaaren an der Unterseite, vom dritten oder vierten Paar angefangen jedoch an der Oberseite. Die weiter gegen den Vegetationspunkt zu folgenden Laub- und Hochblätter zeigen je 1 bis 4 Nektarien an der Oberseite jeder Blatthälfte und wurden, weil sich weiter keine Änderung mehr zeigt, nicht in das Schema aufgenommen. Das Vorkommen von Nektarien an Cotyledonen ist, soviel mir bekannt, bisher nur für eine Pflanzenart, nämlich *Ricinus*, konstatiert.[1] An den Keimblättern von *M. arvense*, deren ich allerdings nur wenige untersuchte, fand ich keine Nektarien, sondern erst an den oberen Laubblättern vereinzelte; ich halte es daher für unwahrscheinlich, daß die Nektarien bei allen *Melampyrum*-Arten von den Keimblättern bis zu den höchsten Deckblättern vorkommen, um so mehr als es *Melampyrum*-Arten gibt, bei denen die Nektarien überhaupt fehlen. An *M. silvaticum* z. B. konnte ich keine Nektarien finden, trotzdem ich zahlreiche Individuen von verschiedenen Standorten untersuchte.

Den anatomischen Bau der Nektarien untersuchte ich bei *M. arvense* genauer. Ein Blattquerschnitt, der gleichzeitig auch

---

[1] Bonnier, Les nectaires, op. cit.

durch die Mitte der Drüse geführt wird, läßt schon bei schwacher Vergrößerung die große linsenförmige Stielzelle[1] und den aus vielen palisadenartig aneinandergereihten Drüsenzellen bestehenden Sekretionsapparat erkennen. Die große Stielzelle enthält nach Ráthay »ein wenig körniges Protoplasma, einen ansehnlichen Zellkern und einen in allen Fällen farblosen und gerbstoff- und zuckerfreien Zellsaft«. In Fig. 18 seiner Tafel bildet er in der Stielzelle zwar den großen Zellkern ab, läßt sie aber sonst vollkommen leer, was vielleicht damit zusammenhängt, daß Ráthay frisches Material verwendete. Bei der Untersuchung von Alkoholmaterial tritt der Plasmainhalt der Stielzelle sowohl an Querschnitten als auch an Flächenschnitten[2] durch die Drüse sehr deutlich hervor. Der große Zellkern ist meist von einer zentralen Plasmamasse umgeben, die, wie Fig. 3 zeigt, durch zahlreiche von Zellsaftvakuolen getrennte Plasmabrücken mit dem peripheren Wandbelag in Verbindung steht; die Stielzelle macht demnach den Eindruck eines aktiven und lebhaft funktionierenden Elementes. Auf die spezifische Funktion der Stielzelle deuten außer dem großen Volumen[3] und der bauchigen Form auch die stark verdickten und in ihrer ganzen Breite kutikularisierten Seitenwände derselben hin. In der Flächenansicht erscheinen diese bei tieferer Einstellung in Form eines Ringes, der besonders deutlich hervortritt, wenn man mit Eau de Javelle behandelte Blattstücke in Chlorzinkjodlösung betrachtet (Fig. 4). Die Stielzelle fungiert, worauf schon die Versuche Ráthay's mit abgeschnittenen Sprossen hinweisen, als Turgeszenz- und Druckapparat und entwickelt, wie Haberlandt[4] für die epidermalen Hydathoden schreibt, »selbst die Pumpkraft, die Wasser nach außen preßt«, um damit die Zellen der Drüsenscheibe zu versorgen. Ebenso dürfte der linsenförmigen

---

1 Ráthay nennt diese Zelle »Fußzelle«. Diese Bezeichnung ist, wie sich später zeigen wird, unberechtigt.

2 Die Ausdrücke »Querschnitt« und »Flächenschnitt« gelten mit Beziehung auf das Blatt.

3 Durchmesser der Stielzelle nach Ráthay = 0·280 bis 0·329 *mm*, also $^1/_4$ bis $^1/_3$ *mm*.

4 Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, III. Aufl., 1904, p. 438.

Stielzelle der Schilddrüsen, die gleichsam ein verkleinertes Abbild der Nektarienstielzelle ist und auch bereits eine schwache Verstärkung der Seitenwand zeigt, die nämliche Funktion zukommen, weshalb ich in Hinkunft für beiderlei Stielzellen, um deren Funktion hervorzuheben, den Terminus »Druckzellen« gebrauchen will. Die in dieser Zelle herrschenden Druckkräfte machen eine ringförmige Verstärkung notwendig, die z. B. auch bei der Stielzelle der Verdauungsdrüsen von *Pinguicula*[1] vorkommt, was mit Rücksicht auf den phylogenetischen Zusammenhang sowohl der Nektarien als auch der Digestionsdrüsen mit den Hydathoden von Interesse ist. Das Fehlen dieses festigenden Ringes könnte bei zunehmendem Druck im Inneren der relativ großen Zelle ein Zerreißen der Membran und eine Lostrennung der ganzen Drüsenscheibe von ihrer Unterlage bewirken. Während dies für das Nektarium höchst unzweckmäßig wäre, dient das Fehlen einer Wandverstärkung bei dem Phycomyceten *Pilobolus* der Verbreitung der Art, indem das angeschwollene Hyphenende tatsächlich infolge des Turgordruckes platzt und das ganze Sporangium fortschleudert.

Den Stoffverkehr der Druckzelle einerseits mit den ihr aufsitzenden Drüsenzellen, andrerseits mit dem Parenchym des Blattes erleichtert eine Tüpfelung ihrer beiden konvexen Wandungen, von der Ráthay nichts erwähnt. Man überzeugt sich von dem Vorhandensein dieser Tüpfel, wenn man die an der Blattoberseite vorstehenden, den einzelnen Drüsen der Unterseite entsprechenden Höcker durch einen Schnitt parallel zur Blattfläche abträgt und dadurch die Druckzelle zu halbieren sucht. Die obere Hälfte der Druckzelle zeigt dann, mit Eau de Javelle behandelt und entsprechend tingiert, bei starker Vergrößerung die in Fig. 5 dargestellte Flächenansicht. Die Zeichnung stellt bloß einen Teil der konvexen, an die Drüsenscheibe grenzenden Zellwand dar und zeigt die großen regellos verteilten Tüpfel, deren oft mehrere auf eine angrenzende Drüsenzelle entfallen.

Mit dem, was Ráthay über die Drüsenzellen der Scheibe und über die Cuticula sagt, die oft schon bei frühen Entwick-

[1] Haberlandt, op. cit., p. 442.

lungsstadien der Nektarien abgehoben und später vom Sekret gesprengt erscheint, stimmen meine Beobachtungen überein, nur fand ich nicht jedes Drüsenscheibchen nur aus einer Zellschicht gebildet, sondern beobachtete des öfteren, namentlich am Rande der Drüsenscheibe, zwei Stockwerke von sezernierenden Zellen übereinander, wie es auch in Fig. 3 ersichtlich ist.

Die auf die Entwicklung des Drüsenköpfchens der Nektarien bezüglichen Abbildungen Ráthay's entsprechen im allgemeinen auch den tatsächlich zu beobachtenden Teilungsvorgängen. Die Anlage der Drüsenscheibe erfährt zuerst eine Quadrantenteilung, dann wird durch Einfügung bogenförmiger Wände ein achtzelliges und durch die ersten tangentialen Wandungen ein zwölfzelliges Stadium erreicht. Hernach teilen sich meist die acht Randzellen radial, so daß sich ein zwanzigzelliges Stadium ergibt. Höchstens so weit lassen sich die Teilungsvorgänge in ein bestimmtes Schema bringen, während sich weiterhin keine regelmäßige Folge in den Teilungsrichtungen beobachten läßt. Da dieser Teilungsmodus im Vergleich mit der Entwicklung anderer ähnlicher Organe nichts Neues bietet, kann auf die Beigabe einer Abbildung verzichtet werden.

Von größerem Interesse ist dagegen die Frage, ob zu den Nektarien bloß die Druckzelle und die darüber befindliche Gruppe von Drüsenzellen gehören oder auch die unterhalb der Druckzelle befindliche Zellschicht, also drei Etagen. Ráthay läßt die Nektarien nur aus zwei Etagen bestehen: Druckzelle (Fußzelle) und die sezernierenden Zellen der Drüsenscheibe. Diese Deutung ist sicher irrig. Das wird schon nahezu zur Gewißheit, wenn man beachtet, was Scherffel[1] über die Entwicklungsgeschichte der für die Rhinanthaceen charakteristischen beiden Drüsentypen, der Köpfchen- und Schilddrüsen, mitgeteilt und was Heinricher[2] auch für die Drüsen von *Bartsia* bestätigt hat. Ráthay scheinen die Schilddrüsen bei *Melampyrum* überhaupt entgangen zu sein; allerdings ist

---

1 Aladár Scherffel, Die Drüsen in den Höhlen der Rhizomschuppen von *Lathraea squamaria* L., in H. Leitgeb, Mitteilungen des botan. Institutes zu Graz, 1888.

2 Ebendort, »Nachtrag«.

Scherffel's Abhandlung, welche die Schilddrüsen von *Lathraea* genauer beschreibt, erst später erschienen.

Bei den *Melampyrum*-Arten stehen beiderlei Drüsen an der Blattunterseite, jedoch, wenigstens die Köpfchendrüsen, in geringerer Zahl auch an der Oberseite, und zwar folgen sie im allgemeinen dem Verlauf der feineren Blattnerven, indem die einzelnen Schilddrüsen, wie die Textfigur zeigt, von fünf bis sieben Köpfchendrüsen ringförmig umgeben werden. (Dasselbe



Bild zeigt auch die Blattunterseite anderer halbparasitischer Rhinanthaceen, z. B. *Alectorolophus* und *Tozzia*.[1]) Die Schilddrüsen zeigen vier, meist in der Längsachse der Ellipse gestreckte Drüsenzellen mit dem Cuticularloch in der Mitte, während sich die Seitenwand der Druckzelle als Ellipsenring projiziert. Die Fig. 6 der Tafel zeigt eine einzelne Drüsengruppe im Querschnitt. Die eingesenkte Schilddrüse ist in der kurzen

[1] Siehe Göbel, Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen von *Tozzia* und *Lathraea*. Flora 1897, Textfig. 4, p. 447.

Achse der Ellipse getroffen, so daß alle vier Drüsenzellen sichtbar sind.

Da Ráthay die Schilddrüsen nicht berücksichtigte, konnte er in seiner Darstellung der Nektarienentwicklung bloß jene der Köpfchendrüsen zum Vergleich heranziehen. Er vermutet sogar, da die ersten Entwicklungsstadien beider Drüsen sehr ähnlich sind, »daß die kleineren Schüppchen (die Köpfendrüsen) Drüsenschuppen (Nektarien) sind, welche auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen bleiben oder, um mich anders auszudrücken, daß die kleinen Schüppchen rudimentäre Drüsenschuppen darstellen«. Jedoch gerade der Aufbau der Schilddrüsen erinnert, wie bereits erwähnt, unmittelbar an jenen der Nektarien: in beiden begegnet uns die charakteristische linsenförmige, in die Blattfläche eingesenkte Druckzelle und auch die ersten Entwicklungsstadien der Nektarien sind, wie sich von vornherein erwarten läßt, mit jenen der Schilddrüsen, wie sie Scherffel für *Lathraea* schildert und darstellt, auffallend übereinstimmend. Eine papillenartig vorgewölbte Protodermzelle teilt sich durch zwei parallele Wandungen in drei Etagen (Fig. 7), von denen die mittlere als Druckzelle ungeteilt bleibt, während die oberste den eigentlichen Drüsenapparat liefert. Die unterste Etage teilt sich bei den Schilddrüsen in eine Gruppe von wenigen Zellen (im Querschnitt, Fig. 6, sind zwei getroffen), die an der Innenseite der eingesenkten Druckzelle einen einschichtigen Belag bilden. Bei den Nektarien erfährt diese unterste Etage, entsprechend der vielzelligen Ausgestaltung des Drüsenköpfchens, noch mehr Teilungen, bildet aber schließlich ebenfalls einen Belag an der uhrglasförmig gewölbten Innenwandung der Druckzelle. Was Scherffel für die unterste Zelletage der Schilddrüsen sagt, das gilt daher auch für die unterhalb der Druckzelle gelegene Zellschicht der Nektarien: sie bildet einen »integrierenden Bestandteil« des ganzen Organs, wenn diese Zugehörigkeit auch im ausgebildeten Zustande nicht mehr deutlich hervortritt. Die Fig. 8 und 9 stellen ältere Entwicklungsstadien der Nektarien vor. Bei Fig. 8 beobachtet man noch keine Einsenkung der Druckzelle in die Blattfläche, während sich in Fig. 9 schon eine Spur davon erkennen läßt. In ganz ähnlicher Weise sitzen nach Scherffel die in

Entwicklung begriffenen Schilddrüsen der Epidermis auf; erst später wölbt sich die untere Wand der Druckzelle immer mehr nach innen, so daß diese Zelle immer tiefer in die Blattfläche versenkt wird.

In der ersten Anlage zeigen alle Drüsentypen von *Melampyrum* denselben Grundplan, indem sie aus drei Etagen bestehen. Die Köpfchendrüsen stellen die einfachste Drüsenart, also die niedrigste Entwicklungsstufe vor. Bei den Schilddrüsen, welche die zweite, höhere Stufe vorstellen, hat sich die Stielzelle als Druckzelle entwickelt. Das spricht, ebenso wie das merkwürdige Cuticularloch am Scheitel der Drüsenscheibe, für die Hydathodennatur der Schilddrüsen, die bereits Göbel,[1] Groom[2] und Heinricher[3] hervorgehoben haben. Durch weitere Modifikation kam eine leistungsfähigere Form der Schilddrüsen zustande, indem der ganze Apparat, insbesondere die sezernierende Schicht, sich vergrößerte. Damit ist die dritte und höchste Entwicklungsstufe erreicht. Die Nektarien gingen dann aus diesen nektarienähnlichen Hydathoden durch teilweisen Funktionswechsel hervor, indem das Sekret zuckerhaltig wurde.

Betreffs der Bedeutung, welche die Nektarien im Haushalt der *Melampyrum*-Pflanzen haben, kommt Ráthay zu dem Resultat, daß keine der bis dahin aufgestellten Theorien auf die Nektarien von *Melampyrum* angewendet werden kann. Ráthay läßt daher diese Frage offen. Vielleicht stehen jedoch die Nektarien in Beziehung zu der Verbreitung der *Melam-*

---

[1] Göbel, op. cit.

[2] Percy Groom, Über die Blätter von *Lathraea squamaria* und einigen verwandten Scrophulariaceen. Annales of Botany, 1897, Vol. XI.

[3] E. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer, III (*Bartschia* und *Tozzia*); auf p. 720 findet man folgende, auf die Hydathodenfrage bezügliche Stelle: »Ist die Wasserausscheidung durch die Drüsen der Rhinanthaceen auch sicher, so ist andrerseits noch nicht eindeutig festgestellt, welche Drüsen, ob Köpfchen- oder Schilddrüsen, der Wasserausscheidung dienen. Haberlandt schreibt letztere den Köpfchendrüsen, Göbel und Groom den Schilddrüsen zu. Eine sichere Entscheidung kann ich vorläufig in der Sache nicht bringen. Allerdings halte auch ich die Schilddrüsen für die Hydathoden, und zwar wesentlich aus den gleichen Gründen, welche Göbel dafür angeführt hat.«

pyrum-Samen durch Ameisen. Lundström[1] hat konstatiert, daß die Ameisen Samen von *M. pratense* aus den geöffneten Kapseln herausholen und ich kann dies für *M. arvense* nach eigener Beobachtung bestätigen. Während jedoch Lundström annimmt, daß die auffallende Ähnlichkeit der *Melampyrum*-Samen mit Ameisenkokons die Ameisen verlocke, diese Samen fortzutragen, daß also die Ameisen durch eine immerhin etwas plumpe Mimikry[2] getäuscht werden, erklärt Sernander die »Myrmekochorie« der *Melampyrum*-Samen durch die »Elaiosome«,[3] welche von den Ameisen verzehrt werden.

Daß die Elaiosome von den Ameisen benagt werden, beobachtete ich wiederholt an *M. arvense*; auch fehlt den Samen, die man vom Ackerboden sammelt, meist bereits das Elaiosom, das also vermutlich von Ameisen verzehrt wurde.

---

[1] A. N. Lundström, Pflanzenbiologische Studien. II. Die Apassung der Pflanzen an Tiere, in Nova Acta reg. soc. scient. Ups., Ser. III, Vol. 13, Fasc. 2, Upsala 1887.

[2] Daß die hochorganisierten Ameisen *Melampyrum*-Samen für Ameisengruppen halten und als solche einsammeln, hielt ich stets für sehr zweifelhaft trotz der entschiedenen äußeren Ähnlichkeit. Namentlich vermutete ich einen beträchtlichen Gewichtsunterschied zwischen den Samen und den Kokons und hielt erstere für wesentlich schwerer. Wägungen, die über Anregung Prof. Heinricher's im botanischen Institut vorgenommen wurden, zeigten jedoch, daß das Gewicht nahezu gleich ist. In Zeitabständen von 24 Stunden ergaben sich, für die Einheit berechnet, folgende Zahlen:

	Ein Samenkorn	Ein Kokon von *Camponotus*
Frisch	19·045 *mg*	15·250 *mg*
Nach 24 Stunden......	12·035	14·826
Nach 48 Stunden......	11·075	14·225

Man sieht, daß das Gewicht der Samen und der Kokons zu einer gewissen Zeit, kurz nach der Samenentleerung, gleich gewesen sein muß. Dabei stimmte die Größe der Samen (es wurde *M. silvaticum* verwendet) anfänglich mit jener der Kokons überein, während die Samen später einschrumpften und wesentlich kleiner wurden als die Kokons; auch bräunten sich die Samen bald und wurden den Kokons immer unähnlicher.

[3] So bezeichnet Sernander eigentümliche Gewebedifferenzierungen, die in verschiedener Form an vielen Samen auftreten, aus zartem Gewebe, unter dessen Inhalt besonders fettes Öl hervortritt, bestehen und die von den Ameisen gesucht und verzehrt werden. Rutger Sernander, Monographie der europäischen Myrmekochoren.

Der Grund für die Verschleppung der *Melampyrum*-Samen durch Ameisen ist hierdurch genügend erklärt.

Die extrafloralen Nektarien scheinen mir die Samenverbreitung zu unterstützen, indem sie die Ameisen zu den *Melampyrum*-Pflanzen hinlocken. Die Samenverbreitung kann man demnach, wenn man bildlich sprechen will, gewissermaßen als Gegendienst auffassen, den die Ameisen der gastlichen Pflanze erweisen.

Auch die Hypothese von Belt und Delpino, nach welcher die extrafloralen Nektarien solche Tiere anlocken, die den Feinden der Pflanze den Aufenthalt auf derselben verleiden, ist für *Melampyrum* nicht ganz von der Hand zu weisen. Die ärgsten Schädlinge der Melampyren sind die Schnecken, die nach Heinricher's Beobachtungen die Kulturen, namentlich des nektarienlosen *M. silvaticum*, häufig arg schädigen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Ameisen, die oft in größerer Anzahl auf einem Pflanzenexemplar versammelt sind, den Schnecken den Aufenthalt verleiden. Vielleicht ist *M. silvaticum* eben wegen des Mangels der Nektarien dem Schneckenfraß besonders ausgesetzt.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung kann ich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Mehrere Arten der Gattung *Melampyrum (M. arvense, nemorosum, barbatum, pratense)* führen extraflorale Nektarien. Von den von mir untersuchten fehlen sie bloß bei *M. silvaticum*. Sie sind nicht immer auf die Hochblätter beschränkt, sondern finden sich, wenigstens bei *M. pratense*, auch auf sämtlichen Laubblättern und sogar auf den Cotyledonen. Die auf letzteren sitzenden Drüsen fungieren vielleicht nur als Hydathoden.

2. Die linsenförmige voluminöse Stielzelle der Nektarien ist als Druckapparat von besonderer Bedeutung und wurde daher so wie die entsprechende Zelle der Schilddrüsen »Druckzelle« genannt. Sie besitzt als Schutz gegen den Turgordruck eine kutikularisierte Verstärkung der freien Seitenwand und ist zur Erleichterung des Stoffverkehrs einerseits mit der Drüsenscheibe, anderseits mit der basalen Zellschicht, an den konvexen Wandungen mit großen Tüpfeln versehen.

3. Alle drei Drüsenarten der Melampyren haben den gleichen Grundplan. Sie entstehen aus einer Protodermzelle, die sich in drei Etagen teilt. Aus den Köpfchendrüsen sind zunächst die Schilddrüsen entstanden, welche die gleiche große Druckzelle aufweisen wie die Nektarien. Dieses Moment weist auch auf den Hydathodencharakter der Schilddrüsen hin. Eine leistungsfähigere Form der Hydathoden wurde durch weitere Umgestaltung der Schilddrüsen erzielt: durch Vergrößerung des ganzen Apparates und vor allem der sezernierenden Schicht. Aus diesen dem Bau der Nektarien schon entsprechenden Hydathoden dürften durch teilweisen Funktionswechsel die zuckersezernierenden eigentlichen Nektarien hervorgegangen sein.

4. Die biologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien für die *Melampyrum*-Arten dürfte in der Anlockung der Ameisen zu suchen sein, die, wie sicher festgestellt ist, bei der Verbreitung der Samen mitwirken. Auch dürfte der Ameisenbesuch den Schädlingen der *Melampyrum*-Pflanzen, namentlich den Schnecken, den Aufenthalt auf denselben verleiden.

Es erübrigt mir noch, Herrn Prof. Dr. Heinricher, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit verdanke, für die mannigfaltige Unterstützung, die er mir während derselben zukommen ließ, meinen Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Textfigur: Blattstück von *M. arvense*, Alkoholmaterial, Eau de Javelle, Hämatoxylin. Blattunterseite bei schwacher Vergrößerung. Die Köpfchendrüsen färben sich stark, während an den Schilddrüsen nur das Kutikularloch deutlich markiert erscheint. Die Konturen der Blattnervatur wurden eingezeichnet.

Fig. 1. Hochblatt von *Melampyrum arvense*. Vergr. 1·5. Zeigt die normale Zahl und Verteilung der an der Unterseite sitzenden Nektarien.

Fig. 2. Keimblatt von *M. pratense* mit drei Nektarien an der Unterseite. Nat. Gr.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Nektarium von *M. arvense* nach Alkoholmaterial. Vergr. 125. An der Druckzelle sind die verstärkten Seitenwandungen sowie die Tüpfel der konvexen Wände sichtbar.

Fig. 4. Flächenansicht eines Nektariums von *M. arvense* nebst einem Teile der Epidermis. Vergr. 125. Die ringförmige Kontur in der Mitte ist die verdickte Seitenwandung der Druckzelle und bloß bei tieferer Einstellung sichtbar. Behandlung: Eau de Javelle, Chlorzinkjodlösung.

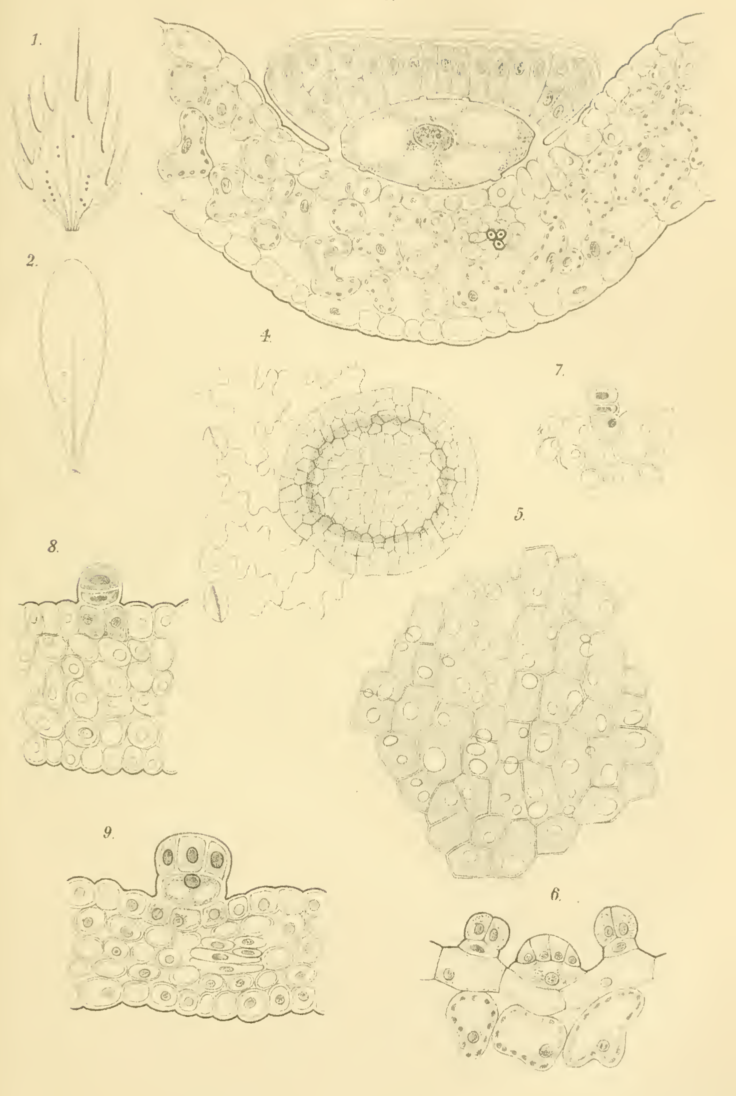
Fig. 5. Tüpfelung der oberen Wandung der Druckzelle in Flächenansicht. Es ist bloß ein Teil der Wand gezeichnet. Vergr. 460. Behandlung: Eau de Javelle, Hämatoxylin.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Schilddrüse und zwei Köpfchendrüsen von *M. pratense*. Die vier Drüsenzellen der Schilddrüse sind quer getroffen. Vergr. 200.

Fig. 7. Junges Entwicklungsstadium eines Nektariums von *M. arvense*. Die ursprünglich papillenartig vorgewölbte Protodermzelle hat sich in drei Etagen geteilt. Vergr. 420.

Fig. 8. Entwicklungsstadium eines Nektariums von *M. arvense*. Unterste Etage bereits geteilt. Vergr. 420.

Fig. 9. Älteres Entwicklungsstadium eines Nektariums von *M. arvense*. Unterste Etage und Drüsenscheibe bereits mehrzellig. Einsenkung der Druckzelle in das Blatt hat schon begonnen. Vergr. 230.



Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.